中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 49(2): 1～13 (2000)

栽培稻(*Oryza sativa*)與野生稻(*O. nivara*)種間雜種及回交後裔族群糙米性狀之遺傳研究[1]

李長沛[2] 郭益全[2] 吳詩都[3]

摘要：野生稻*O. nivara* (IRGC Acc.104705)穀粒細長具褐色種皮爲貢獻親，中國型稻臺稉1號(TK1)及臺農67號(TNG67)穀粒短圓爲輪迴親行雜交及回交，由各所得之F_1、F_2、BC_1F_1、BC_1F_2、BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1、BC_3F_2族群爲材料探討糙米種皮顏色、粒長、粒寬及粒形等性狀的遺傳及育種行爲。結果顯示：野生稻之褐色種皮爲單一顯性基因所控制，且與其他三個糙米性狀無連鎖關係。兩組合F_1之粒長具部份顯性，F_2超親分離者少。回交後代族群明顯集中且偏向輪迴親本，但恢復輪迴親本的程度因組合不同而有所差異。粒寬則僅TK1 X *O. nivara*具雜種優勢，但F_2兩雜交組合均有超親分離現象；回交後代在TNG67 X *O. nivara*之粒寬變異均大於TK1 X *O. nivara*。兩組合F_1之粒形均屬中粒形，顯隱性作用不明顯，F_2無超親分離，回交後代TK1 X *O. nivara*粒形之頻度分布較爲集中。F_2及各回交世代之粒長、粒寬及粒形等性狀之平均皆低於F_1，顯示此三性狀基因累加性效應高。粒長、粒寬及粒形等三性狀於早期世代F_2及BC_1F_2的廣義遺傳率較高，呈現回交次數增加而遺傳率減少的趨勢，但TNG67 X *O. nivara*之粒寬於BC_3F_2世代，其廣義遺傳率仍高。在各F_2世代粒形與粒長呈正相關，而與粒寬呈負相關；粒長與粒寬於早期世代F_2及BC_1F_2無顯著相關性，於BC_3F_2呈正相關。

關鍵詞：栽培稻、野生稻、種間雜交、回交、糙米性狀。

前　言

野生稻種原在稻育種上的利用，以轉移其抗病蟲害的特性至栽培稻爲主要目標，且已有許多成功的例子[17,21,22]。近年來野生種原於數量性狀上的應用漸受重視，導入野生種原之數量性狀的研究也相當多[30,31,33,36]。由於種間雜種F_2族群均質性不高、或與不良性狀強烈連鎖及雜種的不稔等現象[9,33]，連續回交被認爲是改進此種困境的有效方法[17,20,21,22,32]。

稻屬約有20個野生稻種[12]，具有多種不同的染色體組，大多數野生稻種均被認爲具有被用爲品種改良的潛力[35]。在野生稻種原中，一年生野生稻種*O. nivara*其型態上與栽培稻最爲近似[1,11,27]。加上*O. nivara*與栽培稻種有相似的A染色體組（A-genome），兩者雜交容易成功，雜種F_1植株大多生育正常[8,14,15,28]，且具抗多種病蟲害的特性[16,23]，是爲擴大栽培稻遺傳變異的一重要種原。

1. 行政院農業委員會農業試驗所 研究報告第2020號。

2. 本所農藝系助理、研究員。台灣省　臺中縣　霧峰鄉。
3. 國立中興大學農藝系教授。台灣省　台中市。

野生稻種一般均具有色之種皮，且米粒大小依稻種的不同有很大差異，而 *O. nivara* 爲各野生稻種中穀粒較大者，粒形也較細長[1]。有關穀粒性狀的遺傳及育種行爲，在栽培稻間之研究已很多[3,4,5,6,7,13,19,24,29,32]，但以往栽培稻與野生稻雜交之研究，一般均以探討抗病蟲害等主效基因爲主，而穀粒性狀甚少被提及。

爲擴大臺灣栽培品種的遺傳歧異性，本所持續探討野生稻種 *O. nivara* 與栽培品種雜交後裔之遺傳行爲。前報[2]已討論栽培品種與野生稻 *O. nivara* 雜交及經多次回交的後裔族群產量性狀之表現，本文針對栽培稻與 *O. nivara* 種間雜交及多次回交後代之糙米顏色、粒長、粒寬、粒形加以探討，併爲轉移野生稻有利基因至栽培稻時之參考。

材料與方法

本試驗所選用之稉型栽培稻爲臺灣育成之臺農67號(TNG67)及臺稉1號(TK1)，其中臺農67號爲目前栽培面積最廣的品種，臺稉1號則爲早熟品種中推廣面積最多的品種，兩品種均爲穀粒短圓形及白色種皮。野生稻爲 *O. nivara* (Acc.104705)，原產於印度，穀粒細長具褐色種皮，以 *O. nivara* 爲貢獻親。試驗材料之建立與繁殖如前報所述[2]。兩個雜交組合各得 F_1、F_2、BC_1F_1、BC_1F_2、BC_2F_1、BC_2F_2、BC_3F_1 及 BC_3F_2 等族群。收穫去殼後，檢視種皮的顏色(seed coat color)，分爲無色(白色)及有色(淡褐色至深褐色)種皮，計算各族群的分離比。又從各株逢機選取10粒糙米，以投影方式，測量糙米粒長（brown rice length）及粒寬（brown rice width），分別求其平均值，以公厘(mm)表示，並以各米粒間的長寬比表示粒形(length-width ratio; shape)。計算各 F_2 族群粒長、粒寬及粒形的廣義遺傳率及外表型之相關，並做頻度分佈圖以探討糙米性狀在不同回交世代之變異情形。

結　果

一、種皮顏色之遺傳及其與糙米大小之相關性

如前述兩栽培品種 TNG67、TK1 的種皮均爲白色，野生稻 *O. nivara* 爲褐色。TNG67 X *O. nivara*、TK1 X *O. nivara* 兩組合雜種 F_1 均呈褐色，F_2 呈3褐色:1白色，BC_1F_1 呈1褐色:1白色之分離比(表1)。顯示野生稻之褐色種皮對栽培稻具有完全顯性的作用，且爲單一基因所控制。

表1. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群種皮顏色之分離比

Table 1. Segregation ratio for lemma coloration in cultivated and wild rice crosses

Cross	Generation	Observed number: Brown	White	Total	Segregation ratio	χ^2	P
TNG67 X *O. nivara*	F_1	55	0	55			
	F_2	216	76	292	3:1	0.685	0.7 - 0.8
	BC_1F_1	25	39	64	1:1	0.080	0.7 - 0.8
TK1 X *O. nivara*	F_1	36	0	36			
	F_2	235	65	300	3:1	0.182	0.5 - 0.7
	BC_1F_1	35	45	80	1:1	0.264	0.5 - 0.7

野生稻之褐色種皮是否與糙米之粒長、粒寬或粒形具相關性而造成育種選拔時的障礙，於 F_2 族群分別就褐色與白色種皮之粒長、粒寬與粒形的分布來加以探討，所得結果說明如下。就粒長而言，TNG67 X *O. nivara* 褐色種皮族群中粒長於5.55mm~5.80mm之間的個體最多，而白色種皮之族群則於

5.30mm~5.55mm之間最多，但兩族群的平均粒長並無顯著的差異。TK1 X *O. nivara*則褐色種皮與白色種皮族群分布趨勢較爲一致，兩族群之眾量均在5.55mm~5.80mm之間，平均值也無顯著的差異(表2)。就粒寬而言，兩組合及其族群內褐色種皮與白色種皮之粒寬分布的趨勢則相當一致，眾量均在2.20mm~2.35mm之間，平均值相近(表2)。在粒形方面，兩組合其族群內褐色種皮與白色種皮的分布一致，平均值也無顯著的差異(表2)。但兩組合間則略有差異，TNG67 X *O. nivara*之褐色種皮與白色種皮之眾量在2.3-2.5之間，TK1 X *O. nivara*則在2.5-2.7之間(表2)。由以上結果說明不論種皮是否有顏色，兩雜交組合雖因栽培親本的不同，其糙米之粒長、粒寬或粒形的分布略有差異，但各雜交組合族群內褐色種皮與白色種皮的粒長、粒寬或粒形的分布相似，且平均值也無顯著差異。

表2. 栽培稻與野生稻雜種F_2不同糙米顏色之粒長、粒寬及粒形之頻度分布及其相關性

Table 2. Variations of F_2 brown rice dimension for lemma coloration in the cultivated and wild rice crosses

Crosses and lemma color	Minpoint of class							Mean	L.S.D. (0.05)
	Brown rice length(mm)								
	~4.8	5.05	5.30	5.55	5.80	6.05	6.30		
TNG67 X *O. nivara*									
Brown	8	14	56	83	35	14	6	5.51	0.088^{ns}
White	3	8	24	18	14	8	1	5.48	
TK1 X *O. nivara*									
Brown	1	9	45	61	76	30	13	5.66	0.084^{ns}
White	1	3	15	14	18	11	3	5.64	
	Brown rice length(mm)								
	~1.9	2.05	2.20	2.35	2.50	2.65	2.80		
TNG67 X *O. nivara*									
Brown	0	5	40	96	51	21	3	2.38	0.043^{ns}
White	4	5	12	28	18	6	3	2.36	
TK1 X *O. nivara*									
Brown	1	20	41	126	32	15		2.33	0.041^{ns}
White	1	5	9	35	7	8		2.35	
	Brown rice length(mm)								
	~1.9	2.05	2.20	2.35	2.50	2.65	2.80		
TNG67 X *O. nivara*									
Brown	8	42	83	65	17	0	1	2.33	0.057^{ns}
White	4	17	27	16	8	2	2	2.35	
TK1 X *O. nivara*									
Brown		6	74	84	57	12	2	2.45	0.054^{ns}
White	1	6	15	26	15	1	1	2.43	

二、各世代糙米粒長之變異

一般栽培品種中，粒長因品種群而有所不同，秈稻粒長均長於稉稻。兩稉稻親本TNG67及TK1，分別爲4.72mm及5.10mm，野生稻親本*O. nivara*則有類似秈型稻粒長較長的表現，爲6.67mm。TNG67 X *O. nivara*、TK1 X *O. nivara*兩雜交組合F_1之粒長，分別爲5.82mm及6.12mm高於兩親之平均值(5.4mm、5.95mm)，而介於野生稻之間(表3)，顯示野生稻之粒長對栽培稻具有部份顯性的作用。

表3. 栽培稻與野生稻雜組合各族群及其親本糙米性狀之平均值

Table 3. Mean values of brown rice dimension in the various populations of cultivated and wild rice crosses and their parents

Generation	Brown rice length		Brown rice width		Brown rice shape	
	TNG67 X *O. nivara*	TK1 X *O. nivara*	TNG67 X *O. nivara*	TK1 X *O. nivara*	TNG67 X *O. nivara*	TK1 X *O. nivara*
	Mean ± sd	Mean ± sd	Mean ± sd	Mean ± sd	Mean ± sd	Mean ± sd
P_1	4.72 ± 0.12 gh	5.10 ± 0.08 g	2.90 ± 0.09 a	2.70 ± 0.08 bc	1.63 ± 0.04 g	1.89 ± 0.06 f
P_2	6.67 ± 0.18 a	6.67 ± 0.18 a	2.18 ± 0.09 e	2.18 ± 0.09 g	3.09 ± 0.12 a	3.09 ± 0.12 a
F_1	5.82 ± 0.13 b	6.12 ± 0.10 b	2.56 ± 0.06 c	2.56 ± 0.07 d	2.28 ± 0.06 c	2.40 ± 0.07 b
F_2	5.50 ± 0.30 c	5.66 ± 0.30 c	2.38 ± 0.16 d	2.33 ± 0.15 f	2.34 ± 0.21 b	2.45 ± 0.20 b
BC_1F_1	5.18 ± 0.25 d	5.38 ± 0.27 d	2.63 ± 0.15 b	2.54 ± 0.14 d	1.98 ± 0.14 d	2.13 ± 0.16 c
BC_1F_2	4.99 ± 0.23 e	5.21 ± 0.26 ef	2.52 ± 0.14 c	2.47 ± 0.14 e	1.99 ± 0.15 d	2.12 ± 0.18 c
BC_2F_1	4.82 ± 0.21 f	5.20 ± 0.31 ef	2.67 ± 0.13 b	2.53 ± 0.12 d	1.81 ± 0.14 f	2.07 ± 0.16 d
BC_2F_2	4.77 ± 0.17 gf	5.24 ± 0.13 ef	2.51 ± 0.12 c	2.67 ± 0.08 c	1.91 ± 0.12 e	1.97 ± 0.07 e
BC_3F_1	4.68 ± 0.13 h	5.18 ± 0.12 f	2.65 ± 0.10 b	2.73 ± 0.09 b	1.77 ± 0.10 f	1.91 ± 0.07 f
BC_3F_2	4.66 ± 0.18 h	5.30 ± 0.17 e	2.65 ± 0.15 b	2.80 ± 0.10 a	1.77 ± 0.10 f	1.90 ± 0.07 f

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent; P_2 is a wild rice *O. nivara* (Acc.104705)

Means with the same letter are not significantly different at 0.05 level.

比較各F_1及F_2世代的變異得知，兩組合於F_1世代平均粒長均有高於其他世代的表現(表3)，顯示野生稻的表現因自交或回交而減少，是爲基因累加性作用之結果。表3結果也顯示，兩雜交組合粒長之平均在早期世代(F_1、F_2、BC_1F_1、BC_1F_2)與其親本有顯著的差異，且早期世代彼此間的差異也顯著。在高次回交世代中TNG67 X *O. nivara*於BC_2F_2開始與輪迴親本TNG67無顯著的差異，但在TK1 X *O. nivara*於BC_3F_2粒長仍長於輪迴親本TK1。

表4. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群糙米粒長之歪度與峰度

Table 4. The skewness(g_1) and kurtosis(g_2) of brown rice length in the various populations of cultivated and wild rice crosses

Generation	TNG67 X *O. nivara*		TK1 X *O. nivara*	
	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	0.116	0.068	0.013	-0.194
BC_1F_1	0.388	0.345	0.044	-0.649**
BC_1F_2	-0.257	0.217	-0.024	0.348
BC_2F_1	0.340	-0.668	0.719	1.921**
BC_2F_2	-0.254	-0.504	0.095	-0.060
BC_3F_1	-0.029	-0.735	-0.085	-0.286
BC_3F_2	-0.006	-0.902**	-0.209	-0.175

** : $| g_1 / SEg_1 | >1.96$; $| g_2 / SEg_2 | >1.96$.

由表4各族群頻度分佈的歪度及峰度的顯著性測驗得知，各世代均無偏歪之表現；各族群分佈集中的情形，除TNG67 X *O. nivara*之BC_3F_2及TK1 X *O. nivara*之BC_1F_1、BC_2F_1少數世代有顯著的高峰外，其餘世代均爲常態的峰度，說明各族群內個體的分布均以其平均值爲中心而左右對稱分佈，栽培稻與野生稻*O. nivara*雜交組合粒長之遺傳機制，呈典型的多基因所控制之數量性狀表現，且基因的累加性作用頗大。由圖1各族群頻度分布之結果，F_2族群僅極少數個體呈超親分離，顯示基因間的交互作用程度不高。各回交F_1、F_2世代雖然大都呈左右對稱分佈，但整個族群及其平均粒長依回交次數的

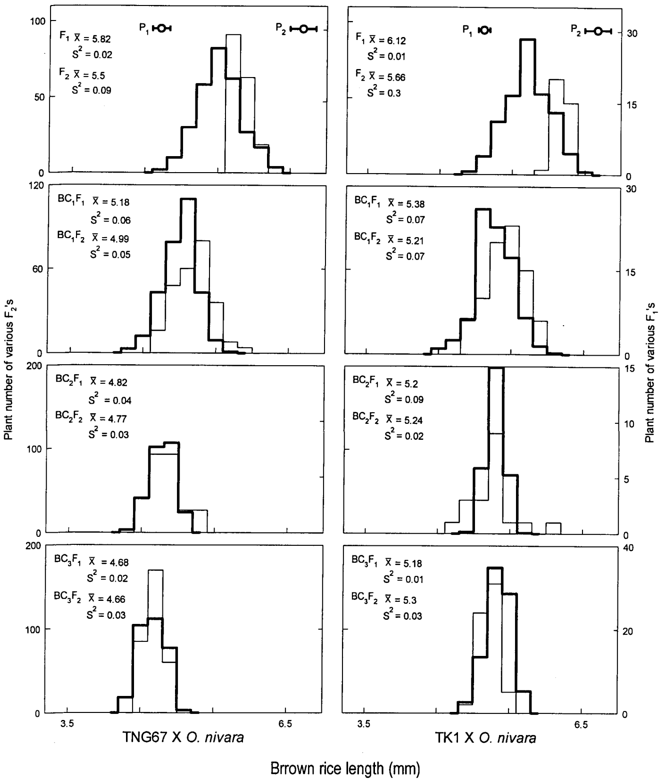

圖 1. 栽培稻與野生稻雜交及回交各 F_1 及 F_2 族群糙米粒長之頻度分佈。

Fig. 1. Distribution of brown rice length for the populations of the various F_1's, F_2's and backcrosses of cultivated and wild rice cross.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice, *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (⊢O⊣) indicates parental means with standard deviation.

Lines —— indicates various F_1's, —— indicates various F_2's.

增加，逐漸偏向輪迴親本，除一次回交的後代變異性較高外，在二、三次回交世代中，族群的頻度已呈顯相當集中，TNG67 X *O. nivara* 族群中大多數個體分佈在 4mm ~ 5mm 之間，而 TK1 X *O. nivara* 則分佈在 5mm ~ 6mm 之間，顯示回交的效果頗為明顯。

三、各世代糙米粒寬之變異

輪迴親本 TNG67 及 TK1 粒寬分別為 2.90mm 及 2.70mm，野生稻親本 *O. nivara* 則為 2.18mm。兩種間雜交組合 F_1 之粒寬均為 2.56mm，顯示 TK1 X *O. nivara* 組合，偏向栽培親本的部份顯性作用，而 TNG67 X *O. nivara* 組合則表現出接近兩親平均值(2.54mm)的累加性作用(表 3)。

由表 3 得知，兩雜交組合 F_2 族群平均粒寬相當近似，且均低於 F_1，偏向野生稻親本，顯示部份顯性的表現因自交而衰退，顯示出累加性基因作用之結果。各回交世代的表現，TNG67 X *O. nivara* 中除 BC_1F_2、BC_2F_2 之平均粒寬較窄外，其餘回交世代之粒寬均頗為相近，且各世代之平均粒寬均仍低於輪

迴親本。而TK1 X *O. nivara*則除BC_1F_1、BC_2F_1世代間平均粒寬相近外，其餘各回交世代的差異較大，至BC_3F_1其粒寬已接近輪迴親本，BC_3F_2之平均粒寬則超越輪迴親本。

兩組合F_2族群的分佈，無明顯偏歪之表現(表5)，說明兩雜交組合F_2呈左右對稱之連續性分布，爲典型的多基因所控制之數量性狀表現。回交世代中在TNG67 X *O. nivara*也均呈無偏歪且常態的峰度表現，基因的累加性作用頗爲明顯，證之於表3各回交世代平均粒寬的差異較小，且圖2中的各回交世代變異仍高，回交世代偏向輪迴親本的程度相對的降低，可知TNG67 X *O. nivara*組合作用於粒寬的基因數眾多，致使回交的效果並不明顯。而TK1 X *O. nivara*於BC_1F_2及BC_3F_2呈負偏歪的表現，顯示在此組合中因選拔用以回交的個體，顯性作用程度較高或累加性作用程度不等所造成。

表5. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群糙米粒寬之歪度與峰度

Table 5. The skewness(g_1) and kurtosis(g_2) of brown rice width in the various populations of cultivated and wild rice crosses

	TNG67 X *O. nivara*		TK1 X *O. nivara*	
Generation	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	-0.142	0.940**	-0.110	0.382
BC_1F_1	0.051	-0.252	0.461	-0.221
BC_1F_2	-0.040	0.094	-1.421**	8.121**
BC_2F_1	0.369	-1.135	-0.788	2.030**
BC_2F_2	0.226	-0.356	0.036	-0.507
BC_3F_1	-0.101	-1.034	-0.054	-0.840
BC_3F_2	0.103	-0.440	-0.391**	-0.014

** : $| g_1 / SEg_1 | >1.96$; $| g_2 / SEg_2 | >1.96$.

F_2族群分佈的高峰均偏向野生稻親本平均向兩側分佈，有部分個體較野生稻親本(小親本)略窄(圖2)，而呈超親分離的表現，顯示兩種間雜交組合之粒寬除顯性及累加性之作用外，也存在著基因間的交互作用。

四、各世代粒形之變異

糙米粒形在國際稻米研究所的分類標準，依長寬比分爲三類，大於3.0者爲細長形(slender)，小於2.0者爲寬粒形(bold)，介於2.1 ~ 3.0者爲中粒形(medium)[18]。由表3可以看出TNG67與TK1兩栽培親本均屬寬粒形，分別爲1.63及1.89，野生稻親本*O. nivara*爲3.09屬細長形，而TNG67 X *O. nivara*與TK1 X *O. nivara*兩組合F_1之粒形接近兩親的平均值，分別爲2.28及2.40，均屬中粒形，基因之作用爲累加性。F_2族群粒形的變域介於兩親本之間，無超親分離表現，平均粒形小於F_1，顯示出累加性基因作用之結果。各回交世代糙米平均之粒形，TNG67 X *O. nivara*均小於2.0，且大於其輪迴親本TNG67；而TK1 X *O. nivara*至BC_2F_2世代方低於2.0，但已接近輪迴親本，回交的效果在TK1 X *O. nivara*較爲顯著。

由表6各族群頻度分布之峰度與歪度顯著性測驗得知，TNG67 X *O. nivara*各世代均無明顯之高峰與偏歪分布，說明其雜種族群或回交後代族群均自其平均值對稱分布於兩側，顯示該組合控制粒形的基因數多且累加性作用明顯，導致回交的效果並不顯著。而TK1 X *O. nivara*於F_2及BC_1F_2有明顯高峰與右偏歪分布，BC_2F_1有顯著的高峰，至BC_3F_2則呈平峰的表現，其餘各族群則成對稱的分布，顯示在此組合中除顯性作用外，選拔用以回交的個體，顯性作用程度較高或累加性作用程度不等造成高峰與右偏歪分布。

由圖3族群的頻度分得知，於F_2世代TNG67 X *O. nivara*除少數個體分佈於2.0以下呈寬粒形外，

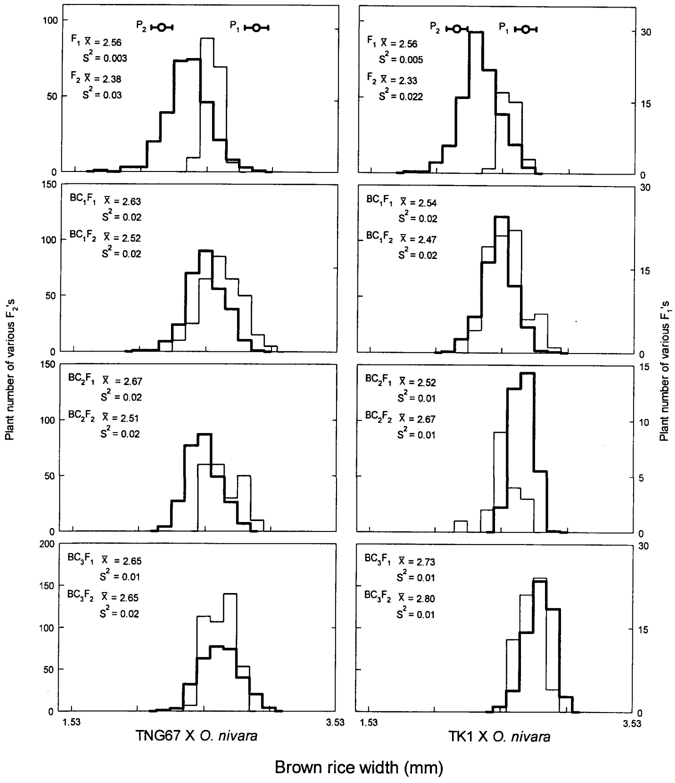

圖2. 栽培稻與野生稻雜交及回交各 F_1 及 F_2 族群糙米粒寬之頻度分佈。

Fig. 2. Distribution of brown rice width for the populations of the various F_1's, F_2's and backcrosses of cultivated and wild rice cross.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice, *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (├○┤) indicates parental means with standard deviation.

Lines —— indicates various F_1's, —— indicates various F_2's.

表6. 栽培稻與野生稻雜交組合各族群糙米粒形之歪度與峰度

Table 6. The skewness(g_1) and kurtosis(g_2) of brown rice width in the various populations of cultivated and wild rice crosses

	TNG67 X *O. nivara*		TK1 X *O. nivara*	
Generation	Skewness	Kurtosis	Skewness	Kurtosis
F_2	0.273	0.251	0.401**	0.764**
BC_1F_1	0.300	0.279	0.227	-0.439
BC_1F_2	0.081	-0.001	2.767**	20.277**
BC_2F_1	0.047	-0.682	0.786	2.028**
BC_2F_2	-0.105	-0.374	-0.063	-0.059
BC_3F_1	0.066	-0.672	0.142	-0.537
BC_3F_2	-0.089	0.337	0.100	-0.683**

** : $| g_1 / SEg_1 | >1.96$; $| g_2 / SEg_2 | >1.96$.

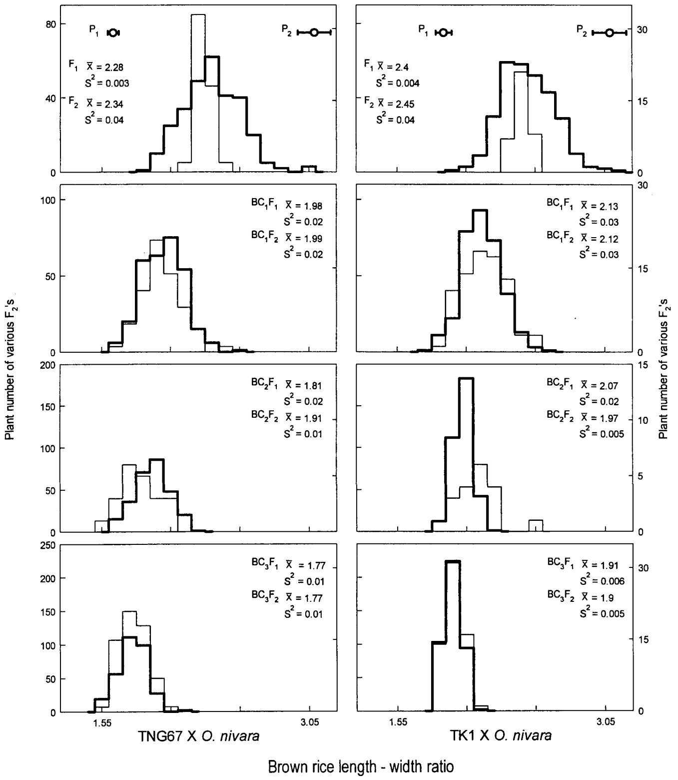

圖3. 栽培稻與野生稻雜交及回交各F_1及F_2族群糙米粒形之頻度分佈。

Fig. 3. Distribution of brown rice length-width ratio for the populations of the various F_1's, F_2's and backcrosses of cultivated and wild rice cross.

P_1 is a cultivated variety, the recurrent parent.

P_2 is a wild rice, *O. nivara* (Acc. 104705).

Symbol (⊢O⊣) indicates parental means with standard deviation.

Lines —— indicates various F_1's, —— indicates various F_2's.

大多數個體則屬中粒形。TK1 X *O. nivara*組合大多數個體均介於2.0 ~ 3.0之間，屬於中粒形。依回交次數的增加，兩雜交組合之粒形逐漸變小，族群內中粒形的個體逐漸減少，TNG67 X *O. nivara*至BC_2F_1、BC_2F_2有多數個體之長寬比均小於2.0，呈寬粒形之表現，但族群的變異仍高。TK1 X *O. nivara*則在二、三次回交世代中，族群的變異性明顯縮小，至BC_3F_1、BC_3F_2中粒形的個體明顯減少，且族群中多數個體類似於輪迴親本的寬粒形，也顯示其明顯的回交效果。

五、糙米外表性狀之廣義遺傳率及表現型相關

由表7之結果顯示，由於TNG67 X *O. nivara*與TK1 X *O. nivara*兩組合之粒長、粒寬及粒形在早期世代F_2及BC_1F_2有較高的變異性，因而兩組合F_2世代糙米性狀之遺傳率均高(69% ~ 85%)，且高於各回交世代，而BC_1F_2也均高於50%。經二次回交由於族群逐漸偏向輪迴親本，個體間的差異逐漸縮小，所以遺傳變方也隨之減少，遺傳率有遞減的趨勢。但至BC_3F_2除TNG67 X *O. nivara*粒形之遺傳率低於BC_2F_2外，粒長、粒寬的遺傳率則略高於BC_2F_2的表現。由於TNG67 X *O. nivara*之粒寬及粒形在各回交

表7. 栽培稻與野生稻雜交及回交各F_2族群之遺傳率

Table 7. The heritabilities(%)of various F_2 populations in cultivated X wild rice crosses

	TNG67 X *O. nivara*			TK1 X *O. nivara*		
Generation	Grain length	Grain width	Grain shape	Grain length	Grain width	Grain shape
F_2	78	74	85	82	69	81
BC_1F_2	53	64	69	74	66	77
BC_2F_2	17	54	54	_^{z}	10	_
BC_3F_2	27	68	32	43	36	_

^{z}: Not recorded.

世代仍有較高的變異性，因而遺傳率仍高，尤其各回交世代粒寬的遺傳率均高於50%，於BC_3F_2仍高達68%。說明種間雜種組合即使在回交三次的後代中粒寬及粒形仍具頗高的遺傳變異。

由表8糙米之粒長、粒寬及粒形間的相關性得知，粒長與粒形成正相關，而粒寬與粒形呈負相關，且隨回世代之增進彼此間的相關係數有減低的趨勢，也間接說明族群的均一性有逐漸增高的表現。粒長與粒寬於早期世代F_2及BC_1F_2無顯著的相關，顯示早期世代兩雜交組合粒長與粒寬的分離具獨立性的表現，至BC_3F_2則均成顯著的正相關，顯示回交次數越多，呈現粒長越長者則其粒寬也越寬的表現。

表8. 栽培稻與野生稻雜交組合粒長、粒寬及粒形之表現型相關

Table 8. The phenotypic correlations between grain length and grain width, and grain shape in cultivated and wild rice crosses

		TNG67 X *O. nivara*		TK1 X *O. nivara*	
Trait	Generation	Grain width	Grain shape	Grain width	Grain shape
Grain length	F_2	.037	.588**	.090	.595**
	BC_1F_2	-.065	.655**	.021	.583**
	BC_2F_2	-.128*	.654**	.143**	.516**
	BC_3F_2	.309**	.381**	.530**	.373**
Grain width	F_2		-.778**		-.711**
	BC_1F_2		-.588**		-.745**
	BC_2F_2		-.831**		-.623**
	BC_3F_2		-.758**		-.454**

** and * denote significance at 1% and 5% level, respectively.

討　論

綜合以往的研究指出，栽培稻與野生稻 *O. rufipogon* 雜種F_1的表現，大多偏向於野生稻性狀。F_2世代一些質的性狀如植株各部位的顏色，均為單基因所控制且野生型具有顯性的作用[25]。本試驗中野生稻親本 *O. nivara*(一年生型之 *O. rufipogon*)具有的褐色種皮相對於白色為一顯性基因所控制，也驗證了此一事實。一般植株各部分呈現的顏色常與其他性狀有部分連鎖的表現，試驗中由F_2族群糙米粒長、粒寬及粒形的分布並不因種皮顏色之不同而有所差異，因此可推論在雜交後代選拔可選拔無色種皮及不同粒形之後代。

就數量性狀表現而言，種間雜交組合於F_1也有偏向野生稻的表現[25]，而本試驗之TK1 X *O. nivara*、TNG67 X *O. nivara*兩組合的糙米之粒長、粒寬及粒形介於栽培稻與野生稻之間，且接近兩親

之中間值，並無明顯偏向野生稻親本的表現。而種間雜交雜種F_2族群在數量性狀的表現，一般則介於栽培稻與野生稻之間[25]；也有多數學者認爲種間雜交因兩親基因型的同質性不高，F_2有一親基因較期望值多，致發生異常分離的現象[9,26]。張[4]以長粒形與中粒形品種雜交所得F_2之粒長及粒寬成常態分布，超越高親本者少。本試驗兩個雜交組合F_2族群的分布，除在粒寬有明顯超親分離、族群分布的高峰偏向野生稻親本外，在粒長及粒形兩性狀均介於兩親本之間，且族群的平均也接近兩親的中間值，無偏向任一親本的表現，說明種間雜交F_2異常分離因調查之性狀或雜交親本之不同而有差異。

雖然穀粒性狀粒長、粒寬及粒形彼此間往往具有相關性，但它們的遺傳行爲則被認爲是獨立的[13,34]。有關粒長之遺傳假說由單基因、雙基因等質的性狀，到多基因數量性狀皆有[6,13]。試驗中兩種間雜交組合F_2族群粒長成連續性的無偏歪分布，表現出典型多基因控制的數量性狀。

本試驗兩個種間雜交組合的表現，野生稻*O. nivara*有類似印度型稻的長粒表現，與兩日本型稻品種雜交，由早期世代F_1，F_2粒長略高或接近於兩親之中間值，可知野生稻之粒長對栽培稻具有部分顯性，既種間雜交組合長粒對短粒具有不完全顯性的作用，此結果與Tomar and Nanda[34]研究栽培稻品種間所得長粒對短粒具有顯性效應結果不同，但與多數學者[3,5,6]認爲短粒對長粒爲不完全顯性的結果類似。從雜種或回交後裔族群頻度分布無偏歪且僅少數世代有明顯高峰分布的表現，說明微效基因累加性作用或影響粒長的基因群數爲數眾多所致，但由回交世代族群中多數個體之粒長偏向栽培稻且頻度集中的表現，推論粒長雖爲多基因控制的數量性狀，其作用的基因群數較少，且容易被固定。在栽培品種間粒長的表現也認爲係受累加性與顯性效應支配，且有遺傳基因之各類交感作用，一般認爲基因群數在1-3群之間[3,5,6]。

就粒寬及粒形(長寬比)而言，試驗中兩種間雜交組合F_1具部分顯性的作用，F_2族群之分布亦成連續性之分布，爲典型數量基因控制之表現，此結果與栽培稻的表現類似[4,5,6,13,19,24]。兩組合F_2粒寬的表現，其頻度分佈尚稱對稱，但族群的分佈則偏向野生稻親本(小親本)。因而推測窄粒對寬粒者有部分顯性作用，且多數回交世代的族群均呈無偏歪且常態的峰度，說明基因之加性作用成份居高，也與栽培稻的表現近似或相同[3,5,7]。但兩組合F_2粒形的表現有較大的差異，TK1 X *O. nivara*組合呈高峰且偏歪的分佈，顯性等位基因呈不等潛勢與不等之加性作用，使得F_2分布呈近似常態之高峰連續與負歪度分布。而TNG67 X *O. nivara*組合則呈常態分佈，累加性的表現明顯。學者們指出栽培品種間粒形遺傳的表現，部分係由基因之加性與顯作用所控制，且基因之加性作用成份居高，並有若干程度之遺傳基因的交感作用存在[3,5,7]。但本試驗中除粒寬成超親分離，存在有基因間的交感作用外，粒長與粒形的基因間的交感作用較不明顯。

試驗中兩雜交組合F_2世代糙米性狀之遺傳率69% ~ 85%，雖不及曾[3]、Jennings *et al.*[19]、郭與劉[5]及McKenzie and Rutger[24]等學者研究品種間所得傳率極高之表現，但仍類似或高於Somrirth *et al.*[29]及Chang and Li[13]所得之結果，又從回交世代的遺傳率雖均低於F_2所得遺傳率表現，於BC_1F_2均高於50%，尤其TNG67 X *O. nivara*之粒寬於BC_3F_2仍高達68%，可知回交世代個體間的差異雖逐漸縮小，但遺傳變異仍高。

就糙米之粒長、粒寬及粒形間的相關性而言，粒長與粒形在各世代呈正相關，而粒寬與粒形呈負相關。粒長與粒寬於早期世代F_2及BC_1F_2無顯著的相關性。顯然粒長與粒寬種間雜交組合於早期世代F_2及BC_1F_2有別於栽培品種間米粒較長則米粒亦較寬，長寬比也大的表現[5]，但至BC_3F_2則粒長與粒寬呈顯著的正相關，近似於品種間的表現[5]，可說明於回交三次的後代其族群已相當類似於栽培稻。郭與劉[5]指出由於長寬比屬導出性狀，有較高之遺傳率，但在實際進行目標粒形選拔時，可能以其他較易掌握(與長寬比對照)之其他穀粒性狀或全部爲指標作爲考慮，即可能滿足吾人之育種目標。

綜合本試驗之結果，栽培稻與野生稻*O. nivara*種間雜交組合，其粒長、粒寬及粒形的遺傳表現與

品種間的表現類似。於栽培稻的研究上Jennings *et al.*[19]提出粒形與粒長雖為數量遺傳，但這些性狀固定極早，應於早期世代選拔。郭與劉[5]也認為在粒長、粒寬及粒形，如果在F_2集團選不到合意者，則在F_3世代也不可能發現理想的單株，應放棄這些材料，及早另作打算。由此可知種間雜交組合若僅針對穀粒性狀進行選拔，應於F_2世代進行選拔較具效果。但岡[10]認為遠緣雜交，在早世代因不稔性基因的作用，導致分離異常而不利於選拔工作之進行。Tanksley and Nelson[32]也指出種間雜交早期世代(BC_1F_1，F_2)族群，因落粒性或不稔性、上位性基因的相互作用、微效基因的多效性等因素，使族群無法分離出有利的個體，建議行多次回交栽培親本後再加以選拔及評估較為可行。前報[2]有關產量性狀的結果也顯示，早期世代(BC_1F_1，F_2)之各產量構成性狀，均呈超親分離，且在BC_3F_2仍有多數不稔的個體出現。本試驗中F_2及、BC_1F_1、BC_1F_2之粒長、粒寬及粒形變域仍高，若於這些世代針對穀粒性狀進行選拔，很難顧及其他性狀之表現，且不易選獲較為固定同質體之材料。一般育種上雖然期待F_2有較高的遺傳變異，以便從中獲得能優於兩親本的材料，經由回交導致同型接合個體增加，遺傳變異縮小，似乎不易創造出優於兩親的材料，但證之於試驗中粒寬及粒形在三回交後代中的變異仍大，且遺傳率仍高的表現，顯然栽培稻與野生稻*O. nivara*雜交組合中既使於回交三次的後代中對粒寬及粒形進行選拔仍然有效。

引用文獻

1. 李長沛、陳彥雄、陳治官、曾東海、陳正昌、賴明信、郭益全。1994。稻屬種間雜交擴大栽培稻之遺傳變異。I. 引進野生稻種原之特性評估。中華農業研究 43：261-274。
2. 李長沛、郭益全、曾富生。1999。栽培稻(*Oryza sativa*)與野生稻(*O. nivara*)種間雜種及回交後裔族群產量性狀之變異。中華農業研究 48：1-12。
3. 曾美倉。1977。水稻粒重、粒型及其他數量性狀之全互交分析。國立台灣大學農學院研究報告。17(2):78-90。
4. 張德梅。1974。水稻粒形之遺傳研究。農業研究 23(1):9-15。
5. 郭益全、劉 清。1986。大粒水稻之遺傳研究 II. 穀粒性狀之遺傳。中華農業研究 35:401-412。
6. 郭益全、謝順景。1982。稻穀粒性狀之遺傳。中華農業研究 31:177-186。
7. 郭益全、劉 清、張德梅、謝順景。1985。秈稻烹調與食用品質及穀粒性狀之遺傳。中華農業研究 34:243-257。
8. 戴順發、吳詩都、曾富生。1989a。野生稻*Oryza nivara*與栽培稻*O. sativa*種間雜交親和性及F_1雜種行為。高雄區農業改良場研究彙報 2（2）：39-51。
9. 戴順發、吳詩都、曾富生。1989b。野生稻*O. nivara*與栽培稻*O. sativa*雜種後代之遺傳育種研究 II. F_2雜種族群集回交世代農藝性狀之變異。農林學報 38(2)：165-190。
10. 岡彥一。1958。遠緣品種間雜種集團遺傳學研究。酒井寬一、明峰英夫、高橋隆平編:「植物集團育種法研究」。pp.27-430。養賢堂、東京。
11. Chang, T. T. 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination and diversification of Asian and African rices. Euphytica 25:425-441.
12. Chang, T. T. 1988. Taxonomic key for identifying the 22 species in the genus *Oryza*. Int. Rice Res. Newsl. 13:4-5.
13. Chang, T. T., and C. C. Li. 1980. Genetics and breeding. pp.87-146. in: Rice: Production and Utilization. (Luh, B. S. ed.) AVI, Westport, Conn. USA.
14. Chu, Y. E., H. Morishima, and H. I. Oka. 1969. Reproductive barriers distributed in cultivated rice species and their wild relatives. Jpn. J. Genet. 44:207-233.
15. Dolores, R. C., T. T. Chang, and D. A. Ramires. 1979.The cytogenetics of F_1 hybrids form *Oryza nivara* Sharma et Shastry x *O. sativa* L. Cytologia 44:527-540.
16. Heinrichs, E. A., F. G. Medrano, and H. R. Rapusas. 1985. Genetic evaluation for insect resistance in rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Laguna , Philippines.
17. Huang, C. S., R. H. Buu, C. H. Cheng, and C. Lu. 1982. Breeding for resistance to brown planthopper in Keng(*Japonica*) rice. pp.89-97. in: Plant Breeding. (Hsieh, S. C. and D. J. Lui, eds.) Agri. Asso. of China and Regional Society of

pp.89-97. in: Plant Breeding. (Hsieh, S. C. and D. J. Lui, eds.) Agri. Asso. of China and Regional Society of SABRAO(R. O. C).Taipei.

18. IRRI. 1996. Standard evaluation system for rice. Int. Rice Res. Inst., Los Banos, Laguna, Philippines.

19. Jennings, P. R., W. R. Coffman, and H. H. Kaoffman. 1979. Grain quality. pp.101-120. in: Rice Improvement. Los Banos, Philippines.

20. Kazuyuki, D., A. Yoshimura, and N. Iwata. 1998. RFLP mapping and QTL analysis of agronomic characters using backcross populations between *Oryza sativa* L. and *O. glaberrima* Steud. Breeding Science 48:395-399.

21. Khush, G. S. 1977. Disease and insect resistance in rice. Adv. Agron. 29:265-341.

22. Khush, G. S., and K. C. Ling. 1974. Inheritance of resistance to grassy stunt virus and its vector in rice. J. Hered. 65:134-136.

23. Ling, K. C., V. M. Aguiero, and S. H. Lee. 1970. A mass screening method for testing resistance to grassy stunt disease of rice. Plant Dis. Rep. 56:565-569.

24. McKenzie, K. S., and J. N. Rutger. 1983. Genetic analysis of amylose content, alkali spreading score, and grain dimensions in rice. Crop Sci. 23: 306-313.

25. Nayar, N. M. 1973. Origin and cytogenetics of rice. Adv. Genet. 17: 153-292.

26. Pham, J. L., and B. Bougerol. 1993. Abnormal segregations in crosses between two cultivated rice species. Heredity 70: 466-471.

27. Sharma, S. D., and S. V. S. Shastry. 1965. Taxonomic studies in genus *Oryza* L. III. *O. rufipogon* Griff. sensu stricto and *O. nivara* Sharma *et* Shastry nom. nov. Indian J. Genet. Plant Breed. 25:157-167.

28. Sitch, L. A., R. D. Dalmacio, and G. O. Romero. 1989. Crossability of wild *Oryza* species and their potential use for improvement of cultivated. Rice Genet. Newsl. 6:58-60.

29. Somrith, B., T. T. Chang, and B. R. Jackson. 1979. Genetic analysis of traits related to grain characteristics and quality in two crosses of rice. IRPS No. 35. IRRI. Los Bonos, Philippines.

30. Sullivan J. G., and F. A. Bliss. 1983a. Genetic control of quantitative variation in phaseolin seed protein of common bean. J. Am. Soc. Hort. Sci. 108:782-787.

31. Sullivan J. G., and F. A. Bliss. 1983b. Expression of enhanced seed protein content in inbred backcross lines of common bean. J. Am. Soc. Hort. Sci. 108:787-791.

32. Tanksley, S. D., and J. C. Nelson. 1996. Advanced backcross QTL analysis : a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTL from unadapted germplasm into elite breeding lines. Theor. Appl. Genet. 92:191-203.

33. Tanksley, S. D., S. Grandillo, T. M. Fulton, D. Zamir, Y. Petiard, J. Lopez , and T. Beck-Bunn. 1996. Advanced backcross QTL analysis in a cross between an elite processing line of tomato and its wild relative *L. pimpinellifolium.* Theor. Appl. Genet. 92:213-224.

34. Tomar, J. B., and J. S. Nanda. 1985. Genetics and association studies of kernel shape in rice. Indian J. Genet. 45:278-283.

35. Vaughan, D. A., and T. T. Chang. 1995. Collecting the rice gene pool. pp.659-675. in: Collection plant genetic diversity technical guidelines. (Guarino, L., V. Ramanatha Rao, and R. Reid, eds.) IPGRI., Rome, Italy.

36. Xiao, J., S. Grandillo, S. N. Ahn, S. R. McCouch, S. D. Tanksley, J. Li, and L. Yuan. 1996. Genes from wild rice improve yield. Nature 384:223-224.

Genetic Studies on the Brown Rice Characteristics in the Progenies Derived from the Hybrid and Backcross between *Oryza sativa* L. and *O. nivara* Sharma *et* Shastry [1]

Charng-Pei Li[2], Yih-Chuan Kuo[2] and Shu-Tu Wu[3]

Summary

Two *sinica* cultigens, Tainung 67(TNG 67) and Taiken 1(TK 1), and a wild rice, *O. nivara* (Acc.104705) were used as the recurrent parents and donor parent, respectively, to investigate the genetic behaviors for the seed coat(brain) color, grain length, grain width, and grain shape (length-width ratio) of the interspecific hybrid progenies of *Oryza* species. The F_1, F_2, BC_1F_1, BC_1F_2, BC_2F_1, BC_2F_2, BC_3F_1,and BC_3F_2 populations of two cross combinations were simultaneously planted at the experimental farm of Taiwan Agricultural Research Institute in the first crop of 1996. In normal growth conditions, the seed coat color of *O. nivara* is brown, and the shape of grain is slender, on the other hand, two *sinica* cultigens are light brown in seed coat color and bold in grain shape. It is indicated from our data that the seed coat color is conditioned by one major gene, and brown seed coat is dominant. Furthermore, linkage was not found between seed coat color and grain length, width and shape of brown rice. Heterosis was found in grain length in both cross combinations. Few are transgressive in both F_2 populations, and the frequency distributions of grain length in various backcross populations are peaked and leaned toward the recurrent parents, cultigens. For grain width, heterosis was only found in TK 1 X *O. nivara* combination. However, transgressive segregation was indicated in both F_2 populations. Variation of grain width in various backcross populations TNG 67 X *O. nivara* combination appeared to be larger than those in TK 1 X *O. nivara*. As for grain shape, bold shape was observed in both F_1 populations. Transgressive segregation was observed in both F_2 populations, and frequency distribution was peaked only in various backcross populations of TK 1 X *O. nivara* cross combination. In general, the mean performance for length, width, and shape of brown rice in F_2 and various backcross populations were lower than those in F_1 populations, indicating that the genes concerned might be additive. The broad sense heritabilities estimated for the three grain traits were relative high in both F_2 and BC_1F_2, and heritabilities appear to lower along with increase in the number of backcross except grain width in BC_3F_2 population in TNG 67 X *O. nivara* combination. In F_2 populations of both cross combinations, it was found that there is a positive correlation between grain shape and length, and a negative correlation between grain shape and width in various populations. Data were also observed that there is no significant relationship between grain length and width in both F_2 and BC_1F_2 populations, however, a positive correlation was observed in BC_3F_2 populations.

Key words : *Oryza sativa*, *O. nivara*, interspecific hybridization, recurrent backcross, brown rice

---

1. Contribution No. 2020 from Taiwan Agricultural Research Institute, Council of Agriculture.

2. Respectively, Research Assistant and Senior Rice Breeder, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.

3. Professor of Agronomy Department, National Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, ROC.